

Efectos de la historia del dosel y el clima sobre los patrones de crecimiento radial de *Fagus sylvatica* L. y *Quercus robur* L.

V. Rozas

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo.
C/ Catedrático Rodrigo Uría, s/n. 33071 Oviedo. España

Resumen

Se estudiaron los patrones de crecimiento radial y los efectos de la historia del dosel y el clima sobre el crecimiento de hayas (*Fagus sylvatica* L.) y robles (*Quercus robur* L.) maduros, en un bosque del litoral de Cantabria. Los árboles mostraron entre 150 y 270 años de edad, y diámetros del tronco de hasta 86 cm en las hayas y 129 cm en los robles. Los tipos más abundantes de patrones del crecimiento en el caso del haya presentaron un notable aumento del crecimiento desde 1900 hasta la actualidad. Este patrón fue el resultado de perturbaciones ocurridas en los años 1929, 1956 y 1978, las cuales provocaron un significativo aumento en el crecimiento del haya por encima de lo esperado. Por el contrario, la historia del dosel tuvo escasa repercusión en el roble. Los tipos más abundantes para el roble presentaron un patrón de crecimiento exponencial negativo o lineal descendente, los cuales serían esperados para esta especie en ausencia de perturbaciones, y solo un 26% de las series de crecimiento mostraron los efectos de las perturbaciones. La variabilidad climática explicó un 28,4% de la variación en el crecimiento del haya y un 26,7% en el roble. La precipitación de julio mostró un efecto positivo sobre el crecimiento radial del roble, mientras que el crecimiento del haya estuvo limitado por las altas temperaturas en junio y julio. Estos resultados sugieren la importancia de un posible calentamiento climático sobre la productividad de los bosques naturales.

Palabras clave: dendrocronología, anillos de crecimiento, perturbación, liberación del crecimiento, análisis de épocas superpuestas, respuesta climática.

Abstract

Effects of canopy history and climate on radial growth patterns of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L.

Radial growth patterns and the effects of canopy history and climate on the growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) in a mature forest in the Cantabrian lowlands, were studied. Tree ages ranged between 150 to 270 years, and their diameters were of up to 86 cm in beech and 129 cm in oak. The most frequent growth pattern in beech showed a conspicuous rising trend since 1900 to nowadays. This pattern was a consequence of disturbances that occurred in 1929, 1956 y 1978, which accounted for a significant increment in beech growth rates above those expected from random observations. On the other hand, oak growth was only slightly affected by canopy history. The most abundant growth patterns were negative exponential or monotonic descend, which could be expected for oak in the absence of disturbances. Also, only 26% of the radial growth patterns of oak showed disturbance signals. The climate variability accounted for 28.4% of beech's ring-width variation and 26.7% of oak's one. Precipitation in July showed a positive effect on oak radial growth, while beech growth was negatively related to temperature in June-July. These results suggested the feasible effects of climate warming on the productivity of natural forests.

Key words: dendrochronology, tree rings, disturbance, growth release, superposed epoch analysis, climatic response.

Introducción

Los anillos de crecimiento de los árboles contienen información sobre las condiciones climáticas que afec-

tan al crecimiento y los factores que influyen sobre el vigor y la productividad de los bosques. Uno de los objetivos principales de la dendroclimatología es la utilización de las anchuras de los anillos de crecimiento para la obtención de información sobre la variabilidad climática a largo plazo (Fritts, 1976). El crecimiento radial de los árboles en los bosques templados

* Autor para la correspondencia: vrozas.uo@uniovi.es
Recibido: 13-11-03; Aceptado: 16-06-04.

caducifolios es frecuentemente menos sensible a las variaciones climáticas que en situaciones más restrictivas para el crecimiento. Por esta razón, la investigación de los efectos del clima sobre los patrones de crecimiento radial suele llevarse a cabo en áreas limitantes para el crecimiento de los árboles, como por ejemplo en el límite altitudinal del bosque (Villalba *et al.*, 1997; Rolland *et al.*, 1998). Sin embargo, algunos estudios han revelado que el clima es un importante factor de control sobre el crecimiento radial de las frondosas caducifolias en lugares habitualmente no considerados como restrictivos (Rubino y McCarthy, 2000; Dittmar *et al.*, 2003).

En los bosques densos de latitudes templadas, el crecimiento radial está determinado por la interacción de diversos factores. Se considera que la variación en las anchuras de los anillos de crecimiento es una combinación lineal de: 1) la tendencia relacionada con el aumento del tamaño y la edad, 2) la señal ambiental relacionada con la variabilidad climática, 3) los pulsos de perturbación exógenos, como plagas, deposición de contaminantes o procesos geomorfológicos, 4) los pulsos de perturbación de origen local, como fuegos o el abatimiento de árboles vecinos, y 5) la variabilidad interanual no explicada por los anteriores factores (Cook, 1990). Por tanto, los patrones de crecimiento radial presentan una tendencia general relacionada con la edad, así como dos componentes de la señal común entre árboles (clima y perturbaciones exógenas) y dos componentes de la señal individual específica para cada árbol o pequeño grupo de árboles (perturbaciones endógenas y variación aleatoria). Se ha constatado en repetidas ocasiones que el efecto combinado de la variabilidad climática y diversas perturbaciones ambientales, como terremotos, deposición de contaminantes, fluctuaciones hidrológicas, la historia del manejo o la competencia con árboles circundantes, pueden afectar de forma sinérgica a los patrones de crecimiento radial (McClenahan y Dochinger, 1985; LeBlanc, 1993; Tardif y Bergeron, 1993; Kitzberger *et al.*, 1995; Piutti y Cescatti, 1997; Ruffner y Abrams, 1998; Rozas, 2001).

La señal individual debida a las perturbaciones endógenas es importante en los bosques densos, y está estrechamente relacionada con variaciones bruscas en la intensidad de la competencia con árboles vecinos debido a perturbaciones locales (Cook, 1990; Nowacki y Abrams, 1997). La desaparición de uno o más árboles libera espacio y recursos, lo cual es reflejado en

forma de aumentos bruscos en la tasa de crecimiento de los árboles supervivientes. Para la detección de estas bruscas liberaciones del crecimiento, se han desarrollado filtros matemáticos que permiten reconstruir los regímenes pasados de perturbación en los bosques densos (Lorimer y Frelich, 1989; Payette *et al.*, 1990; Peters y Poulson, 1994; Nowacki y Abrams, 1997). Mediante estas técnicas de análisis de las series de crecimiento radial, ha sido posible estudiar la influencia de la historia del dosel y las perturbaciones, sobre la regeneración del arbolado y la dinámica forestal (Lusk y Ogden, 1992; Abrams y Copenheaver, 1999; Rozas, 2003a).

El haya (*Fagus sylvatica* L.) y el roble pedunculado (*Quercus robur* L.) son especies apropiadas para la realización de investigaciones dendrocronológicas. Ambas especies se encuentran bien representadas en el norte de la Península Ibérica. Los restos arqueológicos de madera de roble se han usado para datar edificaciones históricas (Barefoot *et al.*, 1978; Guibal, 1987; Morgan *et al.*, 1987; Hillam, 1992; Rozas y Cabo, 2002), y los de haya solamente en ocasiones particulares (Bourquin-Mignot, 1994). A partir de madera subfósil de roble preservada en turberas y graveras de ríos, se han elaborado cronologías de gran longitud, adecuadas para la calibración radiocarbónica (Pilcher *et al.*, 1977, 1984; Becker, 1993; Krapiec, 1996). La respuesta del crecimiento del roble a las avenidas fluviales fue estudiada en una sola ocasión (Astrade y Bégin, 1997), mientras que la respuesta climática del roble y el haya ha sido ampliamente estudiada en Europa (Hughes *et al.*, 1978; Gray *et al.*, 1981; Pilcher y Gray, 1982; Bednarz y Ptak, 1990; Biondi, 1993; Tessier *et al.*, 1994; Dittmar *et al.*, 2003). Sin embargo, los estudios sobre la dendroecología y dendroclimatología de ambas especies de árboles en la Península Ibérica son muy escasos (Gutiérrez, 1988; Rozas, 2001).

En el presente trabajo se analizan los patrones de crecimiento radial del haya y el roble pedunculado en un bosque maduro ubicado en la zona litoral del occidente de Cantabria. Los objetivos de la investigación fueron: 1) diferenciar los distintos tipos de patrones de crecimiento radial que presentan los robles y las hayas en un bosque maduro, 2) reconstruir la historia del dosel en términos de supresiones y liberaciones del crecimiento, 3) estimar los efectos de las perturbaciones sobre el crecimiento de ambas especies, y 4) cuantificar los efectos de la variabilidad climática sobre el crecimiento radial.

Material y Métodos

Área de estudio

El bosque estudiado se localiza en la franja litoral del occidente de Cantabria, dentro del Parque Natural de Oyambre. Se encuentra a 6 km al sur de la línea de costa y a 8 km al norte de la Sierra del Escudo de Cabuerniga, próximo a la localidad de Caviedes, Valdáliga (43°20' N, 04°18' O). Los suelos son pardo-arenosos profundos, sobre sustratos de areniscas y limos formados en el Cretácico inferior. Su superficie es de 110 ha y las altitudes varían entre 40 y 240 m sobre el nivel del mar. El clima es Atlántico, con inviernos templados y húmedos y períodos de sequía estival en años ocasionales. La precipitación total anual es de 1.210 mm y la temperatura media anual es de 14 °C. Las especies dominantes son el haya y el roble pedunculado. Las distribuciones de edad de ambas especies revelan la existencia de dos cohortes claramente diferenciadas: los árboles maduros con entre 150 y 270 años, y los árboles jóvenes con entre 20 y 105 años de edad (Rozas, 2003a). En este estudio se analizaron únicamente las series de crecimiento de los árboles maduros. La disposición espacial relativa de los árboles maduros de ambas especies es tanto por pequeños rodales como pie a pie (Rozas, 2003a).

El bosque de Caviedes pertenece al grupo de montes Corona, de unas 2000 ha, el cual se compone principalmente de plantaciones de eucalipto (*Eucalyptus globulus* Labill.) y pino de Monterrey (*Pinus radiata* D. Don.), los cuales cubren en la actualidad unas 1.100 ha. Durante varios siglos este bosque fue administrado por la Marina Real debido a sus características apropiadas para la producción de madera de roble destinada a la construcción naval (De Bona, 1881). En 1942 el monte fue consorciado con el Patrimonio Forestal del Estado, lo cual supuso la destrucción masiva del bosque nativo y su sustitución por plantaciones de especies exóticas. La decisión de preservar el bosque estudiado fue tomada en los años 1950 por la Junta Vecinal de Caviedes, y desde el año 1951 no hay evidencia de la tala de árboles vivos en este bosque.

Muestreo y trabajo de laboratorio

Todos los árboles maduros que se encontraban dentro de cuatro parcelas, que mostraron en conjunto una superficie total de 1,35 ha, fueron marcados con una

referencia individual, y se registraron su diámetro a la altura del pecho (dap, medido a 1,30 m sobre el suelo) y su altura total, la cual fue estimada con un hipómetro. De todos los árboles marcados se extrajeron testigos de madera mediante una barrena Pressler de 40 cm de longitud. Usualmente se extrajo un único testigo por árbol, pero en algunos de ellos se tomaron dos testigos para obtener al menos uno apropiado para los objetivos de la investigación. Los testigos se secaron al aire durante varios días y posteriormente se encolaron en soportes de madera, se pulieron con lijas de grano cada vez más fino, y se dataron siguiendo los protocolos establecidos (Stokes y Smiley, 1968). Las series de anchuras de los anillos de cada testigo se midieron bajo lupa binocular con una precisión de 0,01 mm. La medición se realizó con una plataforma Velmex UniSlide de medición de incrementos conectada a un ordenador, el cual registró automáticamente las anchuras de los anillos de crecimiento.

Para identificar posibles errores en los procesos de datación y medición de los anillos de crecimiento, se utilizó el programa COFECHA. Este programa realiza la datación cruzada entre segmentos de las series de crecimiento radial y una cronología maestra, mediante el cálculo de las correlaciones más elevadas de entre todas las posibles posiciones relativas entre cada segmento y la cronología maestra (Holmes, 1983). Las cronologías maestras fueron calculadas a partir de series correctamente datadas y altamente correlacionadas, cuya correlación con la cronología maestra fue superior a 0,50. El programa COFECHA permitió detectar la existencia de anillos ausentes, así como sincronizar correctamente las series flotantes, las cuales no pudieron ser datadas visualmente debido a anomalías en la porción más externa de los testigos. La edad de cada uno de los árboles muestreados se estimó a partir de los testigos debidamente datados, utilizando métodos previamente descritos (Rozas, 2003b).

Elaboración de las cronologías

Las cronologías de índices del crecimiento estudiadas en este trabajo fueron elaboradas mediante el programa ARSTAN (Cook y Holmes, 1996). Se utilizaron dos procedimientos diferentes de estandarización de las series de crecimiento y cálculo de las cronologías, en función de la posterior utilización de dichas cronologías. Para estimar los efectos de la historia del dosel sobre el crecimiento radial, cada serie de creci-

miento fue estandarizada dividiéndola por su tasa media de crecimiento, y la cronología fue calculada como la media aritmética de las series estandarizadas. Este procedimiento, aquí denominado método A, preserva toda la información contenida en las muestras, y resalta en la cronología los cambios en los patrones de crecimiento radial, así como los períodos de desviación respecto a las tasas medias de crecimiento (Kitzberger *et al.*, 1995).

En un segundo procedimiento o método B, las series de crecimiento fueron estandarizadas mediante un doble procedimiento. Primero las series se ajustaron a una línea recta o una curva exponencial negativa, con lo que se eliminó la tendencia global del crecimiento, y después se ajustaron a una *spline* cúbica de 50 años, lo cual redujo mucho la variación no climática, como es aquella debida a perturbaciones locales (Cook y Holmes, 1996). Los índices así obtenidos fueron transformados mediante modelado autorregresivo, con el objeto de eliminar la autocorrelación en las series, y se aplicó una media robusta de doble pesado para calcular las cronologías, lo cual resaltó aún más la señal climática eliminando los valores extremos. Las cronologías resultantes se utilizaron para evaluar los efectos del clima sobre el crecimiento radial.

Análisis dendroecológico

Se calcularon las correlaciones globales entre todas las series de crecimiento medidas para el haya y el roble. Las matrices de correlación obtenidas fueron utilizadas como medidas de similitud entre los patrones individuales de crecimiento. Para diferenciar los distintos patrones de crecimiento radial, se realizaron análisis de *cluster* jerárquico aglomerativo a partir de las matrices de correlación, por separado para cada especie. Los grandes grupos obtenidos en los dendrogramas permitieron diferenciar los tipos de patrones de crecimiento, y las series de crecimiento contenidas en cada grupo fueron promediadas para calcular el patrón general de cada tipo.

Los anillos con una tasa de crecimiento inferior a 0,5 mm fueron considerados como supresiones del crecimiento (Glitzenstein *et al.*, 1986). Los períodos con una mayor frecuencia de supresiones del crecimiento fueron indicativos de fases de cierre del dosel, en las cuales la competencia entre árboles vecinos fue más intensa. Sin embargo, las reducciones en la frecuencia de supresiones del crecimiento habrían sido el resul-

tado de la aparición de claros en el dosel debido a perturbaciones locales. El filtro de porcentaje de cambio del crecimiento (PCC) (Nowacki y Abrams, 1997) fue utilizado para detectar pulsos en las series de crecimiento causados por perturbaciones locales, los cuales pueden ser identificados como liberaciones abruptas del crecimiento en las series de anchuras de anillos. Una liberación del crecimiento fue definida como un aumento del 100% en la anchura media de los anillos cuando fueron comparados grupos consecutivos de 10 anillos. El umbral del 100% en PCC es un criterio conservativo, que permite diferenciar la señal de perturbaciones locales de aumentos en el crecimiento debidos a otros factores (Glitzenstein *et al.*, 1986; Lusk y Ogden, 1992; Ruffner y Abrams, 1998; Abrams y Copenheaver, 1999). La historia del dosel fue reconstruida a partir de las distribuciones del número de muestras con crecimiento suprimido y liberaciones del crecimiento, los cuales fueron comparados estadísticamente en períodos consecutivos de 25 años. Los principales episodios de perturbación fueron identificados como picos ascendentes en la distribución del número de testigos con liberaciones del crecimiento.

Para cuantificar los efectos de las perturbaciones sobre el crecimiento radial del roble y el haya, se empleó el análisis de épocas superpuestas (*superposed epoch analysis*), el cual es útil para estudiar la relación existente entre un cierto evento puntual y una determinada variable temporal (Orwig y Abrams, 1997; Swetnam y Betancourt, 1998; Veblen *et al.*, 1999; Veblen y Kitzberger, 2002). Para realizar este análisis se utilizó el programa EVENT (Dendroecology Program Library, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona). A partir de las cronologías obtenidas mediante el método A, los índices de crecimiento para los 10 años anteriores a las perturbaciones, los años en que ocurrieron las perturbaciones, y los 10 años posteriores a las perturbaciones, fueron promediados superponiendo los eventos de perturbación identificados en un determinado período. Se calcularon sus desviaciones respecto a los índices esperados para observaciones realizadas al azar y los intervalos de confianza ($p < 0,05$) de estas desviaciones, a partir de 1000 simulaciones realizadas sobre las propias cronologías mediante un método *bootstrap* (Manly, 1997). El análisis se efectuó por separado para cada especie en dos períodos consecutivos: 1800-1899 y 1900-1997.

Los efectos de la variabilidad climática sobre los patrones de crecimiento se estudiaron tomando la temperatura media mensual y la precipitación mensual co-

mo predictores climáticos, y las cronologías obtenidas mediante el método B como variables dependientes. Los datos climáticos se obtuvieron de la estación meteorológica de Santander, la cual se sitúa a unos 43 km al este de la zona de estudio, y dispone de un registro completo de precipitación y temperatura para el período 1924-1996. Se calcularon las correlaciones entre los índices de crecimiento y cada variable climática mensual del año anterior a la formación del anillo de crecimiento ($t-1$) y del año en que se formó el anillo (t) (Blasing *et al.*, 1984). Además, la variación en los índices de crecimiento fue estimada mediante regresión múltiple sobre los componentes principales de los predictores climáticos (Fritts, 1976), incluyendo un método de simulación *bootstrap* para contrastar la significación estadística de las variables climáticas (Guiot, 1990). Para realizar este análisis se utilizó el programa PRECONK (H.C. Fritts, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona), a partir del cual se obtuvo la proporción de variación del crecimiento explicada por el clima, así como los índices de crecimiento predichos a partir de los modelos climáticos. Los análisis se efectuaron en el período 1925-1980, ya que este incluye un tamaño de muestra óptimo en ambas especies. Finalmente, se estimó la relación existente entre las correlaciones de todas las series estudiadas con sus respectivas cronologías maestras, y con las variables climáticas más relevantes para el crecimiento en cada especie. Esta relación indica el valor de las cronologías como indicadores de la señal común entre todos los árboles de la misma especie, y evidencia las variables climáticas que determinan en mayor medida esta señal común.

Resultados

Características de las series y los árboles

El número de series y el número de anillos analizados fue elevado para ambas especies, siendo casi el doble el número de series, y más del doble el número de anillos, para el haya que para el roble (Tabla 1). Las series más largas se extendieron desde 1742 hasta 1997 para el haya, y desde 1752 hasta 1997 para el roble. La anchura media de los anillos fue significativamente mayor para el roble que para el haya ($U_{88,46} = 1.037,5$, $p < 0,001$, prueba de Mann-Whitney). La correlación media entre las series de crecimiento de los árboles muestreados fue similar y muy baja en ambas espe-

Tabla 1. Características de las series de crecimiento y los árboles estudiados

	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i>
Número de series	88	46
Número de anillos	17.110	6.958
Año inicial	1.742	1.752
Año final	1.997	1.997
Anchura media \pm DT (mm)	1,20 \pm 0,36 a	1,67 \pm 0,70 b
Correlación media entre árboles	0,19	0,17
Dap medio \pm DT (cm)	48,9 \pm 12,8 a	73,6 \pm 23,2 b
Rango de dap (cm)	22,9-85,7	38,3-128,9
Altura media \pm DT (m)	20,4 \pm 4,3 a	20,3 \pm 4,5 a
Rango de altura (m)	6,1-29,3	10,1-30,3
Edad media \pm DT (años)	220,7 \pm 22,2 a	224,7 \pm 20,8 a
Rango de edad (años)	149-255	156-269

Dap: diámetro a la altura del pecho (1,30 m sobre el suelo). DT: desviación típica. Letras distintas dentro de una fila indican diferencias significativas (prueba de Mann-Whitney, $p < 0,001$).

cies, lo cual sugirió una importante presencia de señales no relacionadas con el clima. El diámetro medio de los árboles fue significativamente mayor en el caso del roble ($U_{80,33} = 442,5$, $p < 0,001$), siendo los diámetros máximos alcanzados de 85,7 cm para el haya y 128,9 cm para el roble (Tabla 1). Las alturas máximas de los árboles fueron muy similares para ambas especies, en torno a 30 m, y las alturas medias no difirieron significativamente ($U_{80,33} = 1.284,0$, $p = 0,820$). La edad máxima para el haya fue de 255 años y de 269 años para el roble, aunque las edades medias de ambas especies no fueron significativamente diferentes ($U_{80,33} = 1.291,0$, $p = 0,855$).

Patrones de crecimiento radial

El dendrograma para el haya reveló la existencia de cuatro tipos principales de patrones de crecimiento radial (Fig. 1). El tipo 1 representó el 44% del total de árboles de esta especie, con tasas de crecimiento iniciales descendentes, tasas de crecimiento muy reducidas en el período intermedio de la vida del árbol, y un crecimiento abruptamente ascendente a partir del año 1900. Dentro del tipo 1 se distinguieron dos subtipos en función de las pendientes de la curva de crecimiento en los períodos inicial y final. El tipo 2 incluyó el 27% de las series de haya y también mostró dos subtipos con un patrón de crecimiento muy similar. Este tipo se caracterizó por tasas de crecimiento ascendentes hasta aproximadamente el año 1800, descendentes a par-

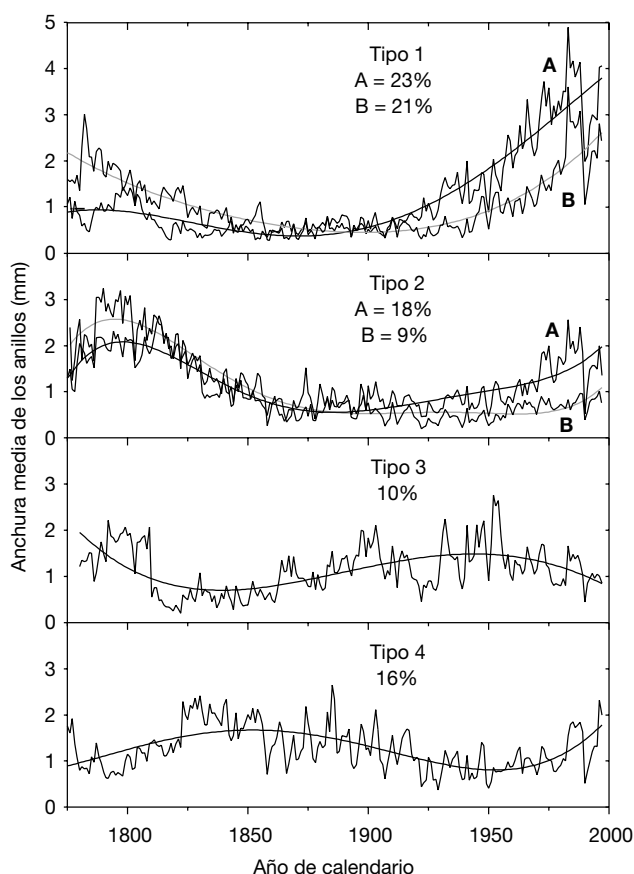


Figura 1. Tipos de patrón del crecimiento radial de *Fagus sylvatica* diferenciados en el bosque de Caviades, Cantabria. Se muestran las series medias de crecimiento de los diferentes tipos y subtipos reconocidos (A y B) y el porcentaje del número total de muestras representado por cada tipo o subtipo.

tir de este año, y ligeramente ascendentes desde el año 1900. El tipo 3 fue minoritario, incluyendo tan solo un 10% de las muestras de haya. Se caracterizó por una tendencia del crecimiento descendente hasta el año 1825, ligeramente ascendente desde ese año hasta el 1950, y ligeramente descendente desde este año hasta la actualidad. El tipo 4, representado por el 16% de las muestras, mostró un patrón de crecimiento opuesto al tipo 3, siendo ligeramente ascendente hasta 1850, ligeramente descendente de 1850 a 1950, y ligeramente ascendente desde 1950 hasta el presente.

En el caso del roble, el dendrograma mostró también la existencia de cuatro tipos de patrones de crecimiento radial (Fig. 2). El tipo 1 representó al 48% de las muestras de esta especie, y se caracterizó por una tendencia inicial ascendente, la cual cambió a descendente aproximadamente desde el año 1810 hasta el 1910, desde este año fue ligeramente ascendente, y de nuevo descendente desde el 1975 hasta la actualidad. El tipo

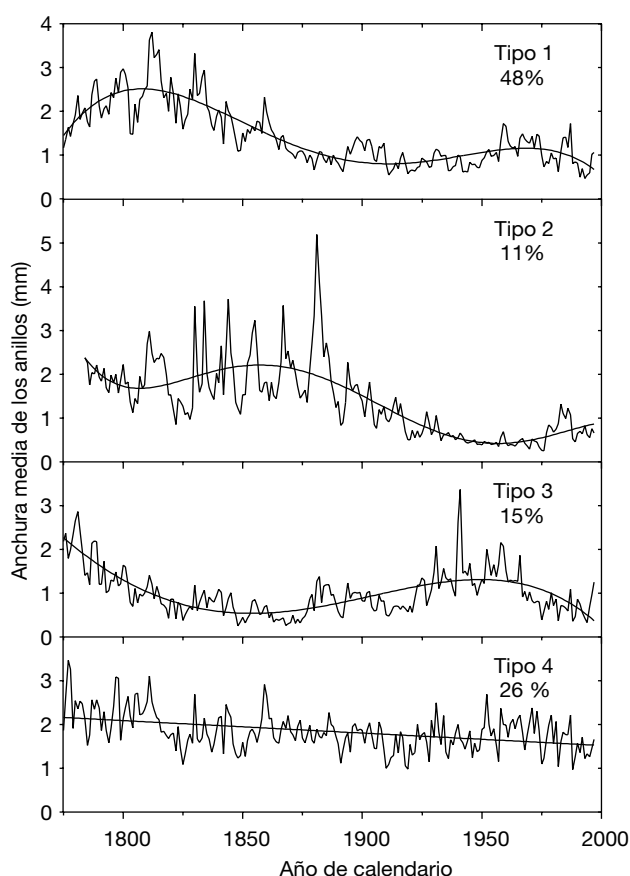


Figura 2. Tipos de patrón del crecimiento radial de *Quercus robur* diferenciados en el bosque de Caviades, Cantabria. Se muestran las series medias de crecimiento de los diferentes tipos reconocidos y el porcentaje del número total de muestras representado por cada tipo.

2 fue el menos abundante, con tan solo un 11% de las muestras. Se caracterizó por un crecimiento descendente hasta el año 1810, ligeramente ascendente desde 1810 hasta 1860, de nuevo descendente desde este año hasta el 1950, y ligeramente ascendente hasta la actualidad. El tipo 3 incluyó al 15% de las muestras y presentó un patrón de crecimiento idéntico al descrito para el tipo 3 del haya. Finalmente, el tipo 4, el cual estuvo representado por el 26% de las muestras para esta especie, reveló un patrón de crecimiento lineal, continuamente descendente a lo largo de todo el período analizado.

Historia del dosel

El examen de las series individuales de anchuras de los anillos del haya y el roble indicó la existencia de períodos con pequeñas tasa de crecimiento, o crecimiento suprimido, así como abruptos incrementos en la tasa

de crecimiento, o liberaciones del crecimiento (Fig. 3). Hasta cinco episodios de liberación del crecimiento fueron contabilizados en una sola serie, y fueron frecuentes las series que mostraron tres y cuatro señales de liberación. Estos patrones de crecimiento sugirieron que ambas especies son excelentes indicadores de la historia del dosel forestal, y que sus series de crecimiento radial pueden ser utilizadas para la reconstrucción de la secuencia de perturbación del bosque.

Cuando se realizó la compilación del número total de testigos que mostraron crecimiento suprimido y liberaciones del crecimiento, se observó la existencia de di-

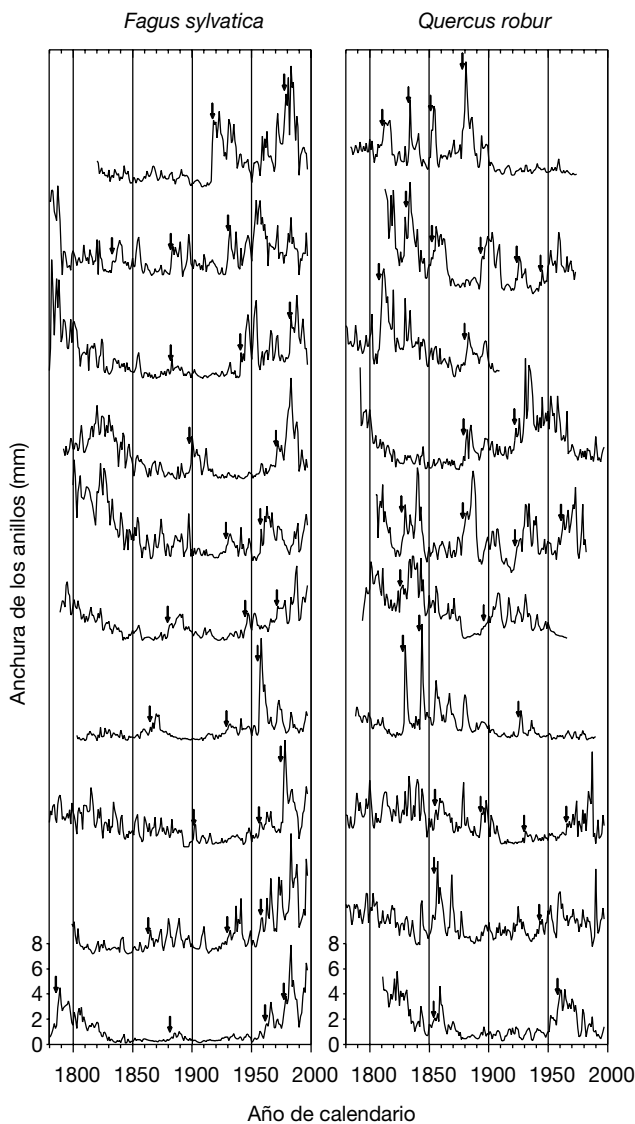


Figura 3. Series de crecimiento radial representativas de *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*. Las flechas indican liberaciones bruscas del crecimiento ($PCC > 100\%$).

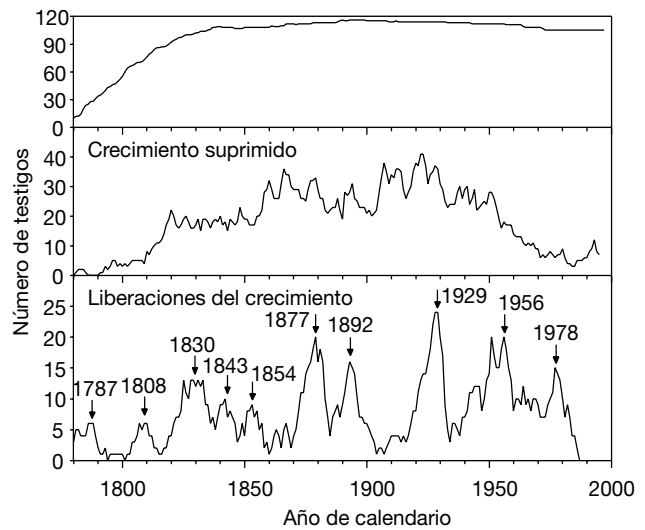


Figura 4. Variación temporal del número de testigos analizados (N), número de testigos con crecimiento suprimido (tasa de crecimiento $< 0,5$ mm/año) y número de testigos con liberaciones del crecimiento ($PCC > 100\%$). Las flechas indican los principales episodios de perturbación identificados.

ferencias destacables entre períodos (Fig. 4 y Tabla 2), lo cual proporcionó un registro temporal de la intensidad de cierre del dosel y de la aparición de huecos debido a perturbaciones. En el caso del cierre del dosel, se obtuvieron diferencias altamente significativas en el número de supresiones del crecimiento ($H = 180,6$, g.l. = 8, $p < 0,001$, prueba de Kruskal-Wallis), siendo el período 1775-1799 el que registró un menor número medio de supresiones, observándose a lo largo del período 1825-1949 un mayor número medio de supresiones del crecimiento (Tabla 2). En cuanto a las liberaciones del crecimiento, también el período 1775-1799 fue en el que se registró un número menor, mientras que

Tabla 2. Valores medios (\pm DT) del número total de testigos que muestran crecimiento suprimido y liberaciones del crecimiento en períodos consecutivos

Período	Supresiones	Liberaciones
1775-1799	$1,56 \pm 1,55$ a	$2,56 \pm 1,94$ a
1800-1824	$10,12 \pm 6,03$ bc	$3,60 \pm 2,29$ ab
1825-1849	$18,08 \pm 1,77$ d	$8,88 \pm 3,06$ d
1850-1874	$26,04 \pm 5,71$ e	$5,36 \pm 2,79$ abc
1875-1899	$25,76 \pm 3,76$ e	$11,76 \pm 4,55$ d
1900-1924	$31,48 \pm 6,48$ f	$5,32 \pm 3,88$ abc
1925-1949	$27,72 \pm 4,40$ ef	$11,60 \pm 6,25$ d
1950-1974	$14,36 \pm 6,53$ cd	$12,00 \pm 4,18$ d
1975-1997	$6,43 \pm 2,18$ ab	$8,15 \pm 4,67$ bcd

Letras distintas dentro de una columna indican diferencias significativas (prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0,001$).

en períodos como 1825-1849, 1875-1899 y 1925-1974 se registró un elevado número de liberaciones, con diferencias estadísticamente significativas ($H=110,04$, g.l. = 8, $p < 0,001$; Tabla 2). Estos resultados sugirieron que en estos últimos períodos ocurrieron destacables episodios de apertura de huecos en el dosel debido a perturbaciones. En efecto, diez episodios principales de perturbación fueron identificados como picos ascendentes en la distribución del número de testigos con liberaciones del crecimiento, los más importantes de los cuales sucedieron alrededor de los años 1830, 1877, 1892, 1929 y 1956 (Fig. 4).

Efectos de las perturbaciones

Los análisis de épocas superpuestas se realizaron tomando como años centrales, en los cuales tuvo lugar un episodio de perturbación, los años 1830, 1877 y 1892 en el caso del período 1800-1899, y los años 1929, 1956 y 1978 en el caso del período 1900-1997. Las desviaciones de los índices de crecimiento del roble indicaron que, en el período 1800-1899, el crecimiento estuvo por debajo de lo esperado por azar desde 9 años antes de la perturbación hasta 1 año después, y por encima desde 2 hasta 8 años después de la perturbación, aunque las desviaciones nunca difirieron significativamente de lo esperado (Fig. 5). En el período 1900-1997, las desviaciones del crecimiento del roble respecto de lo esperado por azar fueron muy pequeñas y nunca significativas, siendo positivas tan solo entre 2 y 3 años después de la perturbación. En el caso del haya, las desviaciones respecto del crecimiento esperado fueron muy pequeñas y no significativas en el período 1800-1899. Sin embargo, en el período 1900-1997, el crecimiento del haya estuvo por debajo de lo esperado desde 10 años antes de la perturbación hasta el mismo año en que ésta se produjo. En este caso, las desviaciones estuvieron por encima de lo esperado desde 1 año después de la perturbación hasta 10 años después, siendo significativas las desviaciones para los años 2, 3, 5 y 6 después de la perturbación (Fig. 5).

Efectos del clima

Los modelos climáticos obtenidos mediante regresión múltiple sobre los componentes principales de las variables climáticas indicaron que el 28,4% de la variación del crecimiento del haya estuvo explicada por

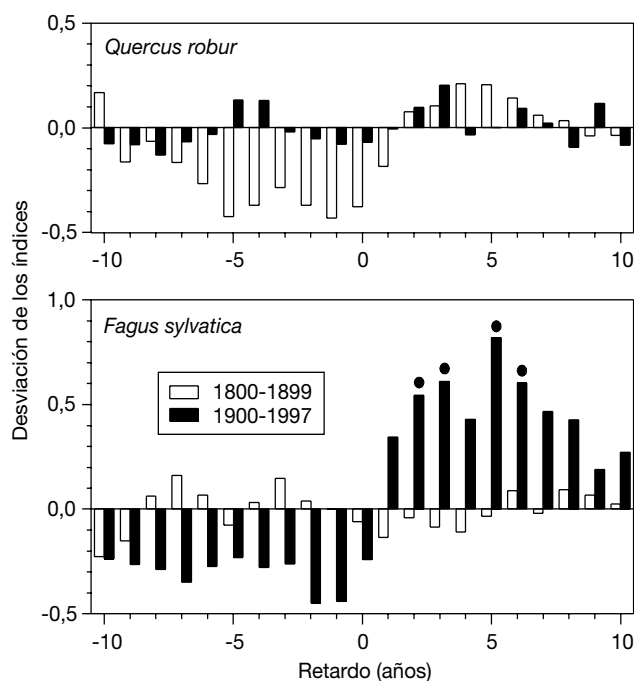


Figura 5. Análisis de épocas superpuestas que indica los efectos de las perturbaciones sobre el crecimiento radial. Se muestran las desviaciones de los índices de crecimiento en el año de la perturbación (0) y 10 años antes y después de la misma. Los análisis se efectuaron para los siglos XIX y XX por separado. Los puntos (●) indican desviaciones mayores que lo esperado por azar ($p < 0,05$).

el clima, y en el caso del roble este porcentaje fue del 26,7% (Fig. 6). Cuando se compararon los índices de crecimiento radial observados con los predichos por los modelos climáticos, se obtuvieron correlaciones muy similares para el caso del haya ($r=0,533$) y del roble ($r=0,516$). De acuerdo con las correlaciones entre los índices de crecimiento y las variables climáticas, el crecimiento del haya presentó una relación negativa con la temperatura media de los meses de junio y julio del año en que se formó el anillo (Tabla 3). Además, el crecimiento del haya estuvo relacionado de forma directa con la precipitación en julio del año en que se formó el anillo. El crecimiento radial del roble mostró una correlación negativa con la temperatura de julio del año en que se formó el anillo, y una correlación positiva con la precipitación en el mismo mes (Tabla 3). De entre estos predictores climáticos, únicamente la precipitación de julio para el roble y la temperatura media de junio y julio para el haya mostraron una relación significativa con la señal común en el conjunto de las muestras, indicada por la correlación entre las series individuales y la cronología maestra (Fig. 7).

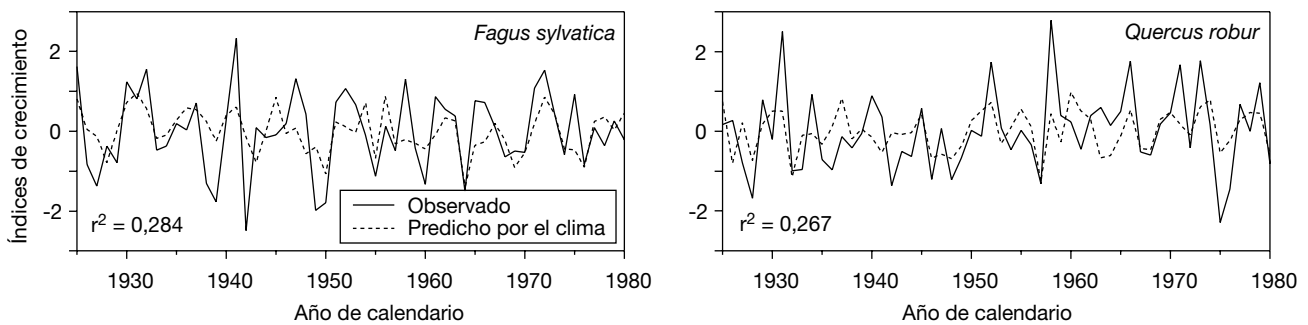


Figura 6. Índices de crecimiento radial observado y predicho a partir de los modelos climáticos, para el período 1925-1980. Se muestran los coeficientes de determinación (r^2) de las funciones de respuesta.

Tabla 3. Correlación entre los índices de crecimiento radial y la temperatura (T) y precipitación (P) mensuales

Mes	<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Quercus robur</i>	
	T	P	T	P
Junio t	-0,257*			
Julio t	-0,304**	0,311**	-0,259*	0,312**

Se indican únicamente las correlaciones significativas. t: año en que se formó el anillo. * $p < 0,05$. ** $p < 0,01$.

Esta relación entre la señal común a las muestras y las variables climáticas fue positiva en el caso del roble y negativa en el caso del haya.

Discusión

El material analizado en el presente trabajo mostró unas excelentes características apropiadas para el análisis

de los patrones de crecimiento radial y la reconstrucción de la historia del dosel forestal. La longitud de las muestras, de hasta 255 años, permitió analizar estos aspectos a lo largo de los dos siglos pasados. Las correlaciones medias entre árboles fueron considerablemente bajas respecto a otros trabajos sobre dendroclimatología de estas especies en Europa occidental. En el caso del haya, la correlación media entre árboles suele variar entre 0,41 y 0,71 (Dittmar *et al.*, 2003), mientras que para el roble usualmente alcanza valores de 0,27 a 0,53 (Pilcher y Baillie, 1980a, 1980b). Estos valores derivan de cronologías usadas para estudios dendroclimáticos, en los cuales las series que no presentan una buena correspondencia con la cronología maestra, por incluir cambios bruscos en la tasa de crecimiento, son desechadas. De hecho, las series utilizadas para el estudio de la relación crecimiento radial-clima en el bosque de Caviades mostraron una correlación entre árboles bastante más eleva-

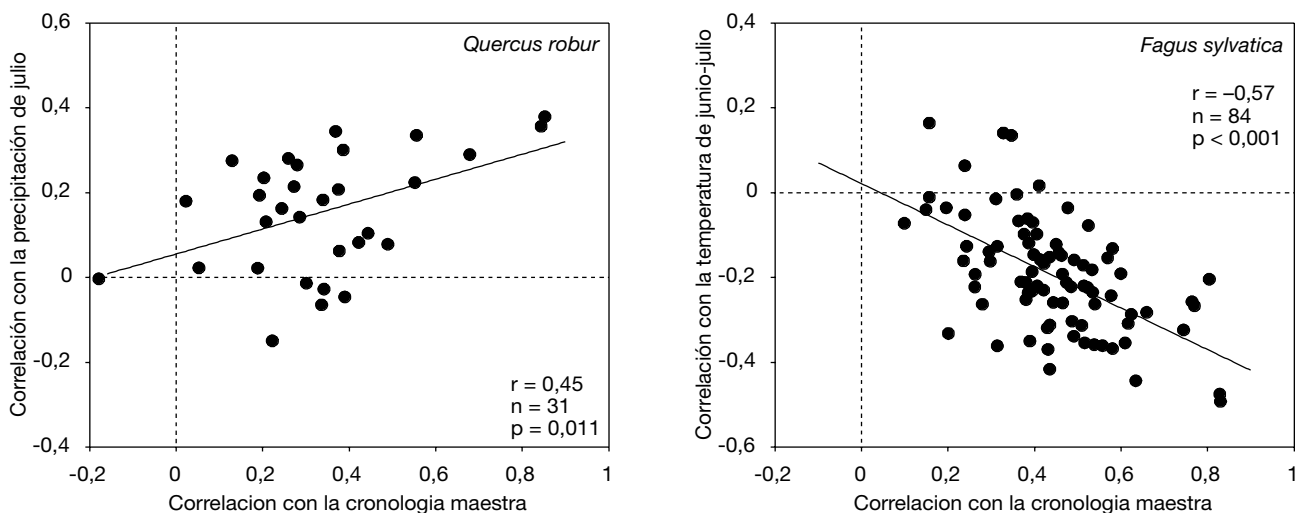


Figura 7. Relación entre la correlación con la cronología maestra y la correlación con variables climáticas para las series de crecimiento radial que cubren el período 1925-1980. Se muestra la relación lineal y los estadísticos de la misma.

da, 0,34 para el haya y 0,29 para el roble (Rozas, 2001). Las bajas correlaciones medias entre las series de crecimiento de distintos árboles obtenidas en este trabajo, 0,19 para el haya y 0,17 para el roble, fueron debidas a que no se realizó una selección previa de las muestras, sino que se analizaron los patrones de crecimiento de todos los árboles existentes en una determinada superficie de bosque. Estas series incluyeron abundantes señales de perturbaciones endógenas, propias de cada individuo o de pequeños grupos de individuos (Fig. 3), los cuales presentaron patrones de crecimiento que se desvían de la señal climática de los árboles en esta localidad.

Los diferentes patrones de crecimiento radial identificados en este trabajo están en gran medida condicionados por la variación temporal de las condiciones ambientales alrededor de cada individuo, en especial la variación de la intensidad de la competencia con árboles circundantes. El patrón tipo 1 del haya se caracteriza por una tendencia fuertemente ascendente en la tasa de crecimiento a lo largo del S. XX (Fig. 1), la cual es propia de árboles dominantes en el dosel forestal superior. Este tipo de patrón del crecimiento es el mayoritario en el bosque de Caviedes, y también en muchas localidades de Europa occidental y central, en las cuales el crecimiento radial del haya ha presentado una tendencia fuertemente ascendente durante el último siglo (Badeau *et al.*, 1995; Picard, 1995; Dittmar *et al.*, 2003). A lo largo de Europa, el crecimiento ascendente del haya es característico de bosques situados a poca altitud y con una estructura de monte alto (Badeau *et al.*, 1995; Dittmar *et al.*, 2003), requisitos ambos que se cumplen en el caso de las hayas estudiadas en el bosque de Caviedes. Como causas de este aumento del crecimiento se han propuesto: la historia de utilización del bosque, perturbaciones naturales, cambios en el clima, aumentos en la deposición de nitrógeno, o aumentos en el contenido en CO₂ de la atmósfera (Dittmar *et al.*, 2003). En el caso del bosque de Caviedes, es evidente que las perturbaciones han jugado un claro papel en el incremento de las tasas de crecimiento del haya durante el S. XX. Importantes perturbaciones tuvieron lugar alrededor de 1929, en los años 1940-1950 y alrededor de 1978 (Fig. 4), las cuales provocaron un significativo aumento en el crecimiento radial de las hayas (Fig. 5). Se ha comprobado previamente que las hayas maduras son capaces de experimentar bruscos incrementos en la tasa de crecimiento como respuesta a perturbaciones que disminuyen la densidad del dosel forestal (Peters y Poulson, 1994; Rozas, 2003a). El patrón tipo 2 del haya es

característico de árboles subdominantes o subordinados, en los cuales el efecto de las perturbaciones no habría sido tan aparente como en los árboles del tipo 1. En el caso de los patrones de tipo 3 y 4 del haya, las perturbaciones más recientes tampoco habrían tenido un efecto muy acusado, especialmente porque los árboles que mostraron estos patrones no estuvieron sometidos a una gran intensidad de competencia durante el período 1850-1950. Es evidente que los árboles del tipo 3 presentaron mayor tasa de crecimiento alrededor de 1787, 1877, 1892, 1929 y 1956, mientras que los del tipo 4 mostraron aumentos del crecimiento aproximadamente hacia 1830, 1843, 1854 y 1877.

En referencia a los patrones de crecimiento del roble, los dos tipos mayoritarios, el 1 y el 4, se corresponden con un patrón exponencial negativo o lineal descendente, respectivamente (Fig. 2), los cuales son los esperados para especies intolerantes a la sombra que han crecido sin una intensa competencia con sus árboles vecinos (Fritts, 1976; Rubino y McCarthy, 2000). Además, los análisis de épocas superpuestas no revelaron un efecto significativo de las perturbaciones sobre el crecimiento del roble en el bosque de Caviedes (Fig. 5). Los robles en este bosque se han establecido en espacios abiertos o en huecos del dosel (Rozas, 2003a), por lo que es de esperar que sus patrones de crecimiento radial no se vean muy afectados por la competencia con árboles circundantes. En el caso de los patrones tipo 2 y 3 del roble, si parece que hayan experimentado cierta liberación del crecimiento en períodos particulares, como fueron los años 1808, 1830, 1843, 1854 y 1877 en el tipo 2, y 1929 y 1956 en el tipo 3. El hecho de que los efectos de las perturbaciones sobre el crecimiento del roble sean menos perceptibles en el S. XX que en el S. XIX (Fig. 5), puede ser una consecuencia de que el crecimiento del roble se hace menos sensible a las perturbaciones con la edad. Se ha constatado que el crecimiento de los robles dominantes se hace más independiente de la variación en las condiciones del entorno a medida que los árboles envejecen (Nowacki y Abrams, 1997; Rozas, 2001).

Respecto a los efectos de la variación climática sobre el crecimiento radial, es de destacar el escaso porcentaje de variación del crecimiento explicado por el clima para ambas especies. Aunque son reducidos, estos porcentajes están entre los habituales para el occidente de Europa, los cuales varían entre 5,8 y 69% para el haya (Eckstein y Frisse, 1982; Gutiérrez, 1988; Biondi, 1993; Dittmar *et al.*, 2003), y entre 5 y 72%

para el roble (Hughes *et al.*, 1978; Eckstein y Frisse, 1982; Pilcher y Gray, 1982; Gray y Pilcher, 1983). El hecho de que las condiciones ambientales en este bosque no sean restrictivas para el crecimiento debido a su baja altitud, cercanía a la costa, la profundidad y fertilidad del suelo, y el clima templado-húmedo, podría explicar el escaso efecto del clima sobre el crecimiento radial de ambas especies. También podría suceder que el microclima particular del área de estudio difiriese de los registros de temperatura y precipitación obtenidos de la estación meteorológica de Santander, distorsionando la verdadera respuesta climática del crecimiento de los árboles.

La respuesta inversa del haya a la temperatura en los meses de junio y julio del mismo año de formación del anillo se ha constatado en áreas de montaña con un clima de transición hacia el Mediterráneo (Gutiérrez, 1988; Piutti y Cescatti, 1997). También el efecto positivo de la precipitación en julio del año en que tuvo lugar el crecimiento fue descubierto en el noreste de España (Gutiérrez, 1988). De entre estos dos parámetros climáticos, reflejados por el análisis de correlación como relacionados con el crecimiento radial del haya, solamente la temperatura media de junio-julio ha sido manifestada, en todas las series de crecimiento analizadas, como la variable climática más restrictiva para el crecimiento del haya en la localidad estudiada (Fig. 7).

La relación negativa entre el crecimiento del roble y la temperatura en julio ha sido verificada en diversas localidades del sur de Europa (Santini *et al.*, 1994; Tessier *et al.*, 1994). Sin embargo, la respuesta del roble a este parámetro climático en localidades más al norte en Europa occidental, en especial en las Islas Británicas, es la opuesta, pues muestra una respuesta positiva a la temperatura de julio (Pilcher y Gray, 1982). Por otra parte, la relación positiva entre el crecimiento del roble y la precipitación en julio ha sido ampliamente documentada a lo largo de Europa central y occidental, tanto bajo clima Atlántico como Mediterráneo (Pilcher y Gray, 1982; Gray y Pilcher, 1983; Bednarz y Ptak, 1990; Santini *et al.*, 1994; Tessier *et al.*, 1994). La precipitación en julio, el factor que tiene un efecto más extendido sobre el crecimiento del roble en Europa, se ha manifestado también como la variable climática que más afectó globalmente al crecimiento de los robles en el bosque de Caviedes (Fig. 7).

Estos resultados revelaron la importancia de la precipitación y temperatura estivales sobre la variación interanual del crecimiento en el roble y el haya en la

localidad estudiada. Julio es el mes más seco y uno de los más cálidos en la zona litoral de la Cornisa Cantábrica, por lo que la probabilidad de que se den condiciones limitantes para el crecimiento de los árboles debido a estrés hídrico es mayor en julio que en otros meses. Puede concluirse que un cambio del clima de la zona, en el cual la temperatura estival aumentase o disminuyese la precipitación del verano, implicaría una disminución del crecimiento de los árboles y un declive en la productividad de los bosques naturales. Sin embargo, es de destacar el importante efecto de la historia del dosel y las perturbaciones sobre la tendencia general en los patrones de crecimiento, en especial en el caso del haya. El haya es una especie tolerante a la sombra que puede vivir gran parte de su vida sometida a competencia por parte de los árboles vecinos, y es capaz de experimentar liberaciones significativas del crecimiento cuando la intensidad de la competencia disminuye, incluso en el caso de árboles maduros. El roble, por el contrario, por ser una especie intolerante a la sombra que se establece en espacios abiertos y grandes claros, presenta patrones de crecimiento más predecibles y menos influidos por las perturbaciones y los cambios en la densidad del dosel forestal. Estas conclusiones son de gran utilidad para la elaboración de planes de manejo enfocados a un aprovechamiento silvícola sostenible de los bosques compuestos por robles y/o hayas en la Cornisa Cantábrica, donde la aplicación de sistemas de manejo forestal acordes con la preservación de los recursos y valores ambientales, la identidad del paisaje y la biodiversidad, aún dista mucho de ser mínimamente satisfactoria.

Agradecimientos

La Junta Vecinal de Caviedes y el Servicio de Montes y Conservación de la Naturaleza de Cantabria concedieron los permisos para la extracción de los testigos. Carlos LeQuesne proporcionó asesoría técnica en el análisis dendrocronológico de las muestras.

Referencias bibliográficas

- ABRAMS M.D., COPENHEAVER C.A., 1999. Temporal variation in species recruitment and dendroecology of an old-growth white oak forest in the Virginia Piedmont, USA. *For Ecol Manage* 124, 275-284.

- ASTRADE L., BÉGIN Y., 1997. Tree-ring response of *Populus tremula* L. and *Quercus robur* L. to recent spring floods of the Saône River, France. *Ecoscience* 4, 232-239.
- BADEAU V., DUPOUEY J.L., BECKER M., PICARD J.F., 1995. Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L. in northeastern France. A comparison between high and low density stands. *Acta Oecol* 16, 571-583.
- BAREFOOT A.C., HAFLEY W.L., HUGHES J.F., 1978. Dendrochronology and the Winchester excavation. *Brit Archaeol Rep Int Ser* 51, 162-172.
- BECKER B., 1993. An 11,000-year German oak and pine dendrochronology for radiocarbon calibration. *Radiocarbon* 35, 201-213.
- BEDNARZ Z., PTAK J., 1990. The influence of temperature and precipitation on ring widths of oak (*Quercus robur* L.) in the Niepolomice forest near Cracow, southern Poland. *Tree-Ring Bull* 50, 1-10.
- BIONDI F., 1993. Climatic signals in tree rings of *Fagus sylvatica* L. from the central Apennines, Italy. *Acta Oecol* 14, 57-71.
- BLASING T.J., SOLOMON A.M., DUVICK D.N., 1984. Response functions revisited. *Tree-Ring Bull* 44, 1-15.
- BOURQUIN-MIGNOT, C., 1994. Dendrochronologie du hêtre sur un site médiéval des préAlpes françaises. *Dendrochronologia* 12, 103-117.
- COOK E.R., 1990. A conceptual linear aggregate model for tree rings. En: *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Cook E.R., Kairiukstis L.A., eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 98-104.
- COOK E.R., HOLMES R.L., 1996. Guide for computer program ARSTAN. En: *The International Tree-Ring Data Bank Program Library Version 2.0 User's Manual*. Grissino-Mayer H.D., Holmes R.L., Fritts H.C., eds. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, pp. 75-87.
- DE BONA C., 1881. Memoria sobre la Explotación de los Robles por la Marina en la Provincia de Santander. Imprenta de la Gaceta de los Caminos de Hierro, Madrid.
- DITTMAR C., ZECH W., ELLING W., 2003. Growth variation of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *For Ecol Manage* 173, 63-78.
- ECKSTEIN D., FRISSE E., 1982. The influence of temperature and precipitation on vessel area and ring width of oak and beech. En: *Climate from Tree Rings*. Hughes M.K., Kelly P.M., Pilcher J.R., LaMarche Jr. V.C., eds. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 12-13.
- FRITTS H., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.
- GLITZENSTEIN J.S., HARCOTBE P.A., STRENG D.R., 1986. Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in an east Texas forest. *Ecol Monogr* 56, 243-258.
- GRAY B.M., PILCHER J.R., 1983. Testing the significance of summary response functions. *Tree-Ring Bull* 43, 31-38.
- GRAY B.M., WIGLEY T.M.L., PILCHER J.R., 1981. Statistical significance and reproducibility of tree-ring response functions. *Tree-Ring Bull* 41, 21-35.
- GUIBAL F., 1987. Dendrochronology of oak in Brittany. *Dendrochronologia* 5, 69-77.
- GUIOT J., 1990. Methods of calibration. En: *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Cook E.R., Kairiukstis L.A., eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 165-178.
- GUTIÉRREZ E., 1988. Dendroecological study of *Fagus sylvatica* L. in the Montseny mountains (Spain). *Acta Oecol., Oecol Plant* 9, 301-309.
- HILLAM J., 1992. The dating of archaeological sites in the United Kingdom. *Lundqua Rep* 34, 146-149.
- HOLMES R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull* 43, 69-78.
- HUGHES M.K., GRAY B., PILCHER J., BAILLIE M., LEGGETT P., 1978. Climatic signals in British Isles tree-ring chronologies. *Nature* 272, 605-606.
- KITZBERGER T., VEBLEN T.T., VILLALBA R., 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. *Can J For Res* 25, 1684-1696.
- KRAPIEC M., 1996. Subfossil oak chronology (474 BC-AD 1529) from Southern Poland. En: *Tree-Rings, Environment and Humanity*. Dean J.S., Meko D.M., Swetnam T.W., eds. Radiocarbon 1996, pp. 813-819.
- LEBLANC D.C., 1993. Temporal and spatial variation of oak growth-climate relationships along a pollution gradient in the midwestern United States. *Can J For Res* 23, 772-782.
- LORIMER C.G., FRELICH L.E., 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Can J For Res* 19, 651-663.
- LUSK C., OGDEN J., 1992. Age structure and dynamics of a podocarp-broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *J Ecol* 80, 379-393.
- MANLY B.F.J., 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology. Chapman & Hall, London.
- MCCLLENAHEN J.R., DOCHINGER L.S., 1985. Tree ring response of white oak to climate and air pollution near the Ohio River Valley. *J Environ Qual* 14, 274-280.
- MORGAN R.A., LITTON C.D., SALISBURY C.R., 1987. Trackways and tree trunks – dating Neolithic oaks in the British Isles. *Tree-Ring Bull* 47, 61-69.
- NOWACKI G.J., ABRAMS M.D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecol Monogr* 67, 225-249.
- ORWIG D.A., ABRAMS M.D., 1997. Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. *Trees* 11, 474-484.
- PAYETTE S., FILION L., DELWAIDE A., 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: The Tantaré Ecological Reserve, Québec. *Can J For Res* 20, 1228-1241.
- PETERS R., POULSON T.L., 1994. Stem growth and canopy dynamics in a world-wide range of *Fagus* forests. *J Veg Sci* 5, 421-432.
- PICARD J.F., 1995. Évolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann Sci For* 52, 11-21.

- PILCHER J.R., BAILLIE M.G.L., 1980a. Eight modern oak chronologies from England and Scotland. *Tree-Ring Bull* 40, 45-58.
- PILCHER J.R., BAILLIE M.G.L., 1980b. Six modern oak chronologies from Ireland. *Tree-Ring Bull* 40, 23-34.
- PILCHER J.R., GRAY B., 1982. The relationships between oak tree growth and climate in Britain. *J Ecol* 70, 297-304.
- PILCHER J.R., BAILLIE M.G.L., SCHMIDT B., BECKER B., 1984. A 7,272 year tree-ring chronology for western Europe. *Nature* 312, 150-152.
- PILCHER J.R., HILLAM J., BAILLIE M.G.L., PEARSON G.W., 1977. A long sub-fossil oak tree-ring chronology from the north of Ireland. *New Phytol* 79, 713-729.
- PIUTTI E., CESCATTI A., 1997. A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Can J For Res* 27, 277-284.
- ROLLAND C., PETITCOLAS V., MICHALET R., 1998. Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. *Trees* 13, 40-53.
- ROZAS V., 2001. Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. *Ann For Sci* 58, 237-251.
- ROZAS V., 2003a. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. *For Ecol Manage* 182, 175-194.
- ROZAS V., 2003b. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecol* 167, 193-212.
- ROZAS V., CABO L., 2002. Dataciones geoquímicas y dendrocronológicas de época romana en Asturias. En: *Los Poblados Fortificados del Noroeste de la Península Ibérica: Formación y Desarrollo de la Cultura Castreña*. De Blas M.A., Villa A., eds. Ayuntamiento de Navia-Parque Histórico del Navia, Navia, pp. 345-356.
- RUBINO D.L., MCCARTHY B.C., 2000. Dendroclimatology analysis of white oak (*Quercus alba* L., Fagaceae) from an old-growth forest of southeastern Ohio, USA. *J Torrey Bot Soc* 127, 240-250.
- RUFFNER C.M., ABRAMS M.D., 1998. Relating land-use history and climate to the dendroecology of a 326-year-old *Quercus prinus* talus slope forest. *Can J For Res* 28, 347-358.
- SANTINI A., BOTTACCIA., GELLINI R., 1994. Preliminary dendroecological survey on pedunculate oak (*Quercus robur* L.) stands in Tuscany (Italy). *Ann Sci For* 51, 1-10.
- STOKES M.A., SMILEY T.L., 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- SWETNAM T.W., BETANCOURT J.L., 1998. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. *J Clim* 11, 3128-3147.
- TARDIF J., BERGERON Y., 1993. Radial growth of *Fraxinus nigra* in a Canadian boreal floodplain in response to climatic and hydrological fluctuations. *J Veg Sci* 4, 751-758.
- TESSIER L., NOLA P., SERRE-BACHET F., 1994. Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. *New Phytol* 126, 355-367.
- VEBLEN T.T., KITZBERGER T., 2002. Inter-hemispheric comparison of fire history: The Colorado Front Range, U.S.A., and the Northern Patagonian Andes, Argentina. *Plant Ecol* 163, 187-207.
- VEBLEN T.T., KITZBERGER T., VILLALBA R., DONNEGAN J., 1999. Fire history in Northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecol Monogr* 69, 47-67.
- VILLALBA R., BONINSEGNA J.A., VEBLEN T.T., SCHMELTER A., RUBULIS S., 1997. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Clim Change* 36, 425-454.